

现代有花植物分类系统初评*

路安民

(中国科学院植物研究所)

两百多年来,为了建立一个“自然”的有花植物分类系统,许多植物学家作出了巨大的努力,提出的分类系统已有数十个。

本文就六十年代以来所发表的、在植物学领域中影响较大的分类系统作一简要的评论。由于下面所提到的每个系统的著者都是经过几十年的工作,并是以巨著的形式发表的,不可能用很短的篇幅介绍其细节,只能谈谈其基本观点、系统大纲比较以及作者对于各个系统的初步评论。

一、现代有花植物分类系统的历史来源

现代有花植物分类系统是建立在过去分类系统的基础上,逐步深入发展而来的。

如果从 J. Ray (1686—1704) 的系统和 Linnaeus (1735) 的性系统算起,到现在已经历了大约 246—277 年的历史。在这期间,植物分类系统的变迁可以分为三个时期: 机械的分类系统时期、“自然”分类系统时期和“系统发育”的分类系统时期。若按照它们的指导原理来区分,可以划分为两个时期: 不变论分类系统时期和进化论分类系统时期(图 1)。

机械的分类系统时期: 十六世纪以前大约两千年的时间,植物分类一直停留在“本草学”的阶段,虽然那时已经对单、双子叶植物的种子以及茎、叶、花的构形有所认识,但植物大类的划分却一直沿用草本、下灌木、灌木、乔木这些体态特征。直到 J. Ray 写了《植物的历史》,他第一个认识到胚中存在着一个或两个子叶,但他的系统仍然首先将植物划分为草本和木本,子叶的特征放在次级的地位。三十年后,林奈(1735)在他的《自然系统》第一版中,以表格的形式发表了“性”系统,根据雄蕊数目、雄蕊不同特征以及它和雌蕊的关系,将植物界分成 24 纲。这一时期分类系统是根据首先选定的 1 个或少数几个特征,然后划分植物的类群。

“自然”分类系统时期: 林奈后来在他的《植物的纲》中介绍了一个“自然系统的片段”,采取了植物许多共通性状,将他建立的属排列到 68 个目(相当现代的科)中,并声明: 分类的自然系统是植物学的主要目标。这可以说是自然系统的预示。此后的一百多年中,在法国有 Jussieu 的系统,一般认为他是自然系统的奠基者,在奥地利和德国有 S. Endlicher、Eichler 的系统,最广泛采用的系统是 A. P. de Candolle 系统,他 1813 年发表了《植物学的基本理论》,将植物分为 135 目(科),后来他的儿子 A. de Candolle 发展到

* 本文承秦仁昌教授、吴征镒教授审阅指教,张芝玉同志和耿伯介先生提供宝贵意见,冀朝祯同志协助绘图,特此致谢。

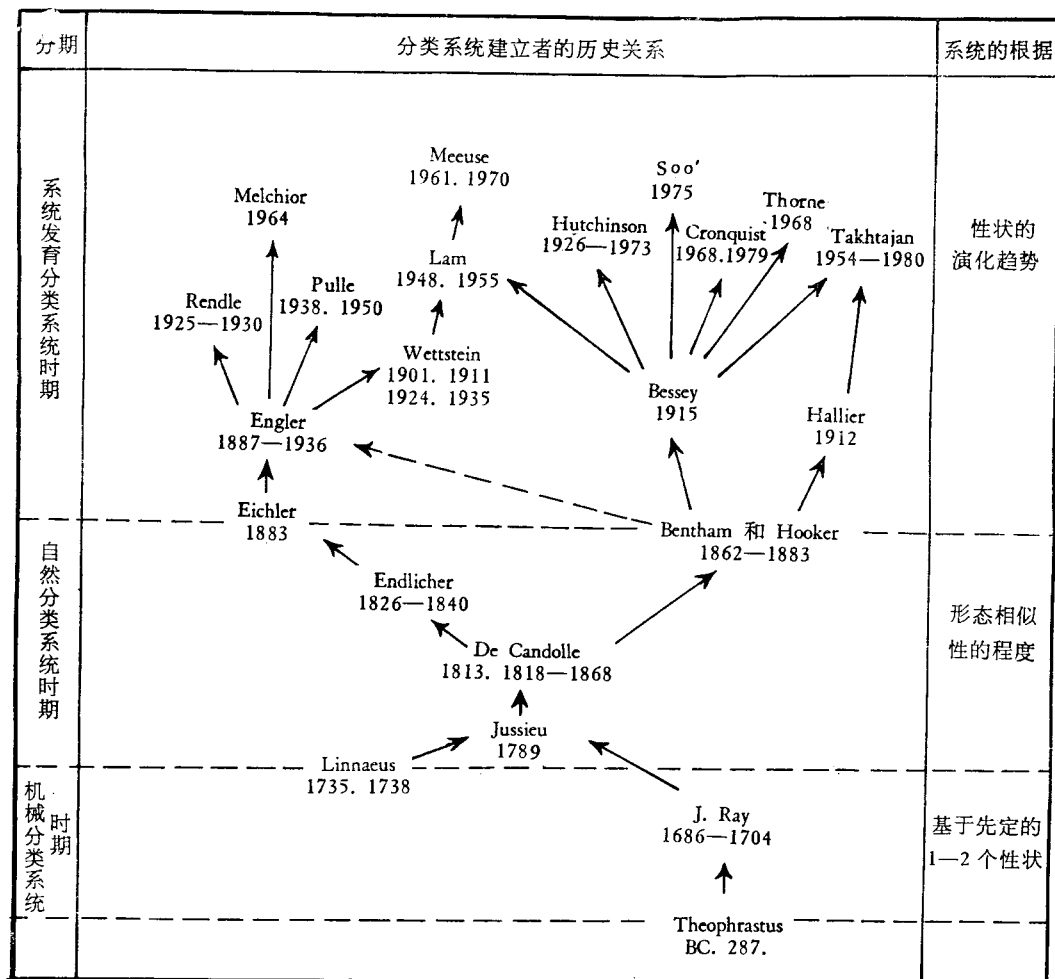


图1 有花植物的主要分类系统的历史关系(箭头表示发展关系)(根据 Benson, L. 1957, 修改)

213 科,而以英国 Bentham 和 Hooker 1862—1883 年发表在《植物志属》中的系统使自然系统达到了全盛时期,虽然这个系统基本上跟随了 de Candolle 的系统,但是他的三本巨著至今仍是一部重要文献。这一个时期所根据的原则是以植物相似性的程度,决定植物的关系和排列。

以上两个时期,由于所处的历史条件,系统的提出者不可能摆脱时代总观点的支配,这个总观点的中心就是自然界绝对不变。所以,根据总观点来划分,可以称为“不变论”分类系统时期。尽管如此,这个时期仍然可以看作是现代分类系统的奠基时期。当时对植物所进行的大量精细的描述至今仍不逊色,所建立的大多数科,也一直沿用到现代,不少科仍然作为一个自然类群保留下来。

随着达尔文“进化论”的提出和确立,给植物分类的研究提出寻找分类群间亲缘关系的任务,树立了植物界系统发育的观点,这就进入到系统发育的分类系统时期。形成两个学派,即所谓的“假花”学派和“真花”学派或者称“柔荑派”和“毛茛派”,前者以 Engler、Wettstein 为代表,后者以 Bessey、Hallier、Hutchinson 为代表,但是不管那一学派,建立系

系统的原则都是根据植物形态演化的趋势, 决定植物类群的位置和亲缘关系。现代的分类系统, 大多数就是建立在这两派系统的基础上发展而来的。

我们认为, 近几十年在这一研究领域虽然取得了不少成果, 但发展是缓慢的, 需要在研究的指导原则上有所改变, 不应一味追求一个“系统树”的建立。这就要进行全面的进化研究, 研究有花植物的系统发育和它在地球上起源和散布的一致性, 研究有花植物进化的根本动力——变异性和遗传性的对立统一, 即成为“有花植物进化生物学”研究的基本原理和内容。我们相信, 随着研究的深入将会深刻地揭示被子植物进化的本质。

二、现代有花植物分类系统比较

六十年代以来, 修订或提出的有花植物分类系统主要的有 7 个: A. Cronquist (1968、1978、1979¹⁾), R. Thorne (1968), A. Takhtajan (1969、1980), J. Hutchinson (1969、1973), C. R. Soó (1967、1975), R. Dahlgren (1975、1980)²⁾ 以及 H. Melchior (1964) 所修订的 Engler 系统。在这些系统中, 目前世界上运用比较广泛的仍然是 Engler 系统和 Hutchinson 系统, 但是受到推崇和影响较大的却是 Cronquist 系统和 Takhtajan 系统, 本文主要对这 4 个系统作以比较, 其它系统只是在必要提到的地方才加以说明。

1. 系统原则和系统大纲的比较

Cronquist 将木兰纲 (Magnoliopsida)——双子叶植物分为 6 个亚纲: 木兰亚纲 (Magnoliidae)、金缕梅亚纲 (Hamamelidae)、石竹亚纲 (Caryophyllidae)、五桠果亚纲 (Dilleniidae)、蔷薇亚纲 (Rosidae) 和菊亚纲 (Asteridae); 将百合纲 (Liliopsida)——单子叶植物分为 5 个亚纲: 泽泻亚纲 (Arismatidae)、鸭跖草亚纲 (Commelinidae)、槟榔亚纲 (Areceidae)、姜亚纲 (Zingiberidae) 和百合亚纲 (Liliidae)。11 个亚纲的系统关系见图 2。

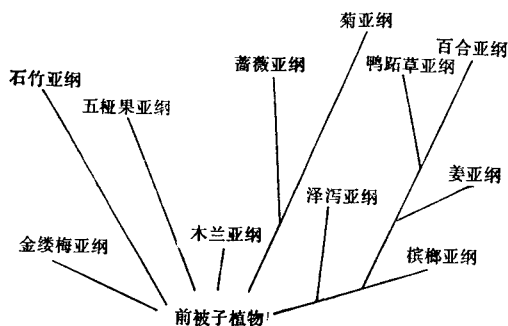


图2 Cronquist 的系统大纲(亚纲的系统关系)

Cronquist 的基本观点是: 1. 有花植物起源于一类已经绝灭的种子蕨; 2. 现代所有生活的被子植物亚纲都不可能是从现存的其它亚纲的植物进化来的; 3. 木兰亚纲是有花植

1) 经 A. Cronquist 允许, 由 S. B. Jones 和 A. E. Luchsinger 引用在他们合著的《Plant Systematics, 1979》一书中。本文主要根据在该书中修改了的系统。

2) 丹麦植物学家 Rolf Dahlgren 1975 年根据各类群性状相似性的程度安排了一个被子植物新分类系统, 将被子植物分成 34 超目、100 目、462 科。作者认为这个系统是根据表相学派的基本原理建立的, 是这个学派目前最完整的一个系统, 也是一个重要系统。该系统对于各种性状的储存有一定的优点, 但由于和其它系统有原则分歧, 本文不详细介绍, 以后另文讨论。

物基础的复合群,也就是通常所称的毛茛复合群,花被十分发育,雄蕊多数、向心发育,具 2 核花粉和单沟花粉,雌蕊由单心皮组成,2 层珠被,厚珠心胚珠,除樟科外都具内胚乳,它是有花植物原始的一个亚纲,木兰目是现存的最原始的有花植物; 4. 金缕梅亚纲是一群花减小(无瓣、生在柔荑花序上)的风媒传粉群,在将一些无关的科如杨柳科 (*Salicaceae*) 移出之后,这个亚纲主要还是传统的“柔荑花序类”植物; 5. 石竹亚纲是由石竹目和与该目有直接亲缘关系的类群组成,这个群趋向于具有特立中央胎座或基底胎座,许多成员都含有甜菜碱,这在其它亚纲中是不存在的,该亚纲仅有几个科是合瓣的; 6. 蔷薇亚纲的成员具有多数雄蕊,雄蕊向心发育,该亚纲比较进步的成员强烈地趋向于具单胚珠的室和由于一轮雄蕊退化而形成蜜腺盘,绝大多数是离瓣的,只有少数成员是合瓣的或无瓣的; 7. 五桠果亚纲具有多数雄蕊,雄蕊离心发育,通常每室的胚珠多于一枚,偶尔有由雄蕊起源的蜜腺盘,该亚纲较进化的科中有合瓣的成员,但不比菊亚纲进化; 8. 菊亚纲包括了进化较高级的合瓣科,雄蕊数很少多于花瓣的裂片,具薄珠心胚珠和一层宽大的珠被; 9. 单子叶植物起源于类似现代睡莲目 (*Nymphaeales*) 的双子叶植物,这群植物为水生、花具有离生心皮、具有普通的花被、单孔花粉、片状胎座、失去或一开始就不具形成层和导管系统等,因此认为泽泻亚纲是单子叶植物基础的一个类群; 10. 单子叶植物的 5 个亚纲开拓了不同的生态龛或一组生态龛: 泽泻亚纲主要是水生的,其它亚纲则主要是陆生的; 典型的槟榔亚纲植物有大而通常具柄的叶,常为乔木状、花聚生成肉穗花序,除天南星目外,有很发达的导管系统,棕榈类是该亚纲的顶峰; 鸭跖草亚纲开拓了花的退化和风媒传粉的途径,一直发展到禾本科和莎草科; 姜亚纲的绝大多数成员分布于热带,既有陆生也有附生,以花具蜜腺和上位花(子房下位)、花整齐或不整齐而不同于其它单子叶植物; 百合亚纲开拓了高度发展的虫媒传粉途径,具花瓣状的萼片和花瓣、合心皮,大多数成员是陆生或附生草本,常有鳞茎、块茎或球茎,而兰科是发展的顶峰。

Takhtajan 的系统和 Cronquist 的系统比较接近,但是在亚纲之下增加了“超目”(Superorder) 这样一个分类单元。他将木兰纲分为 7 个亚纲,增加了毛茛亚纲 (*Ranunculidae*), 包括 20 个超目; 将百合纲分为 3 个亚纲,取消了鸭跖草亚纲和姜亚纲,包括 8 个超目。亚纲和超目的系统关系见图 3。

Takhtajan 的基本观点是: 1. 有花植物发生于某些很古老的裸子植物群,这个群至少在早白垩纪中具有梯纹管胞的原始的次生木质部和原始的两性孢子叶球,这种孢子叶球必须是能分化而发生原始的本内苏铁的孢子叶球和原始的有花植物的花这样的“模型”; 2. 木兰目是现存的最原始的有花植物; 3. 毛茛亚纲最原始的类群是八角目 (*Illiciales*), 是从木兰目来的,最可能是从 *Winteraceae* 的祖先来的; 4. 金缕梅亚纲的最原始类群昆栏树目 (*Trochodendrales*) (包括昆栏树科和水青树科) 同木兰目有直接亲缘(染色体基数为 19, 3—多叶隙的节部和原始的木材), 由此发展成风媒群的演化系列; 5. 石竹亚纲中的基础目——石竹目 (*Caryophyllales*) 大概直接从毛茛目而来,特别是该目的商陆科 (*Phytolaccaceae*) 和毛茛目的防己科 (*Menispermaceae*) 和木通科 (*Lardizabalaceae*) 有直接的联系; 6. 五桠果亚纲中的基础目——五桠果目一方面同木兰目相联接,另一方面同本亚纲的芍药目 (*Paeoniales*)、山茶目 (*Theales*) 和堇菜目 (*Violales*) 相联接,然后形成本亚纲的演化系列; 7. 蔷薇亚纲的虎耳草目 (*Saxifragales*) 同五桠果目 (*Dilleniales*) 有共同的祖先,本亚

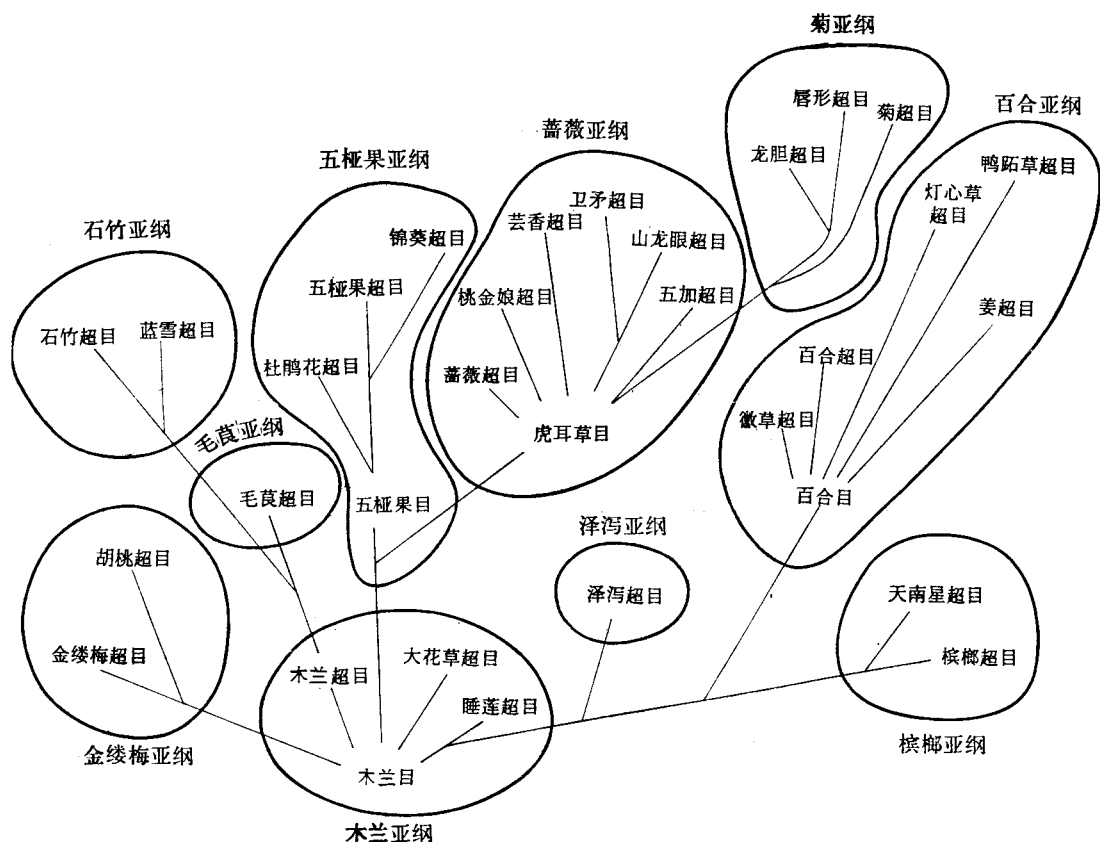


图3 Takhtajan 的系统大纲(亚纲和超目的系统关系)

纲的其它超目是由虎耳草目来的或者和虎耳草目有共同的祖先；8. 菊亚纲是双子叶植物发展较高级的类群，它的基础目川续断目 (*Dipsacales*) 根据形态学和血清学材料大概和山茱萸目有共同的祖先，以唇形目和菊目为最特化的类群；9. 单子叶植物(或百合纲)和双子叶植物的睡莲目有共同的祖先。他的系统大纲十分接近 Cronquist 的系统，但只分为 3 个亚纲(包括 8 个超目)：泽泻亚纲、百合亚纲和槟榔亚纲。将 Cronquist 所划分的鸭跖草亚纲和姜亚纲归并入百合亚纲，但作为不同的超目。

Hutchinson 在他逝世之前完成了他的《有花植物科志》第三版的修订。第三版和第二版相比没有多大变动，只是将千屈菜科 (*Lythraceae*) 从草本支转移到木本支，放在桃金娘目 (*Myrtales*)。大家知道，他的系统大纲中，将双子叶植物分为以木兰目为起点的木本进化支和以毛茛目为起点的草本进化支，认为这两个分支是平行发育的。他对单子叶植物提出一个独特的分类系统，认为单子叶植物起源于双子叶植物的毛茛目，在早期就分化为三个进化线：萼花群 (*Calyciferae*)、瓣花群 (*Corolliferae*) 和颖花群 (*Glumiflorae*)。

Melchior 在 1964 年修订了 Engler 的《*Syllabus der Pflanzenfamilien*》，基本的系统大纲没有多大改变，仍然是将双子叶植物分为古生花被亚纲和合瓣花亚纲，但将单子叶植物放在双子叶植物之后。对于一些目的系统位置及科的划分作了较多的变动；将 Engler 系统中的 295 科增加到 344 科，其中双子叶植物增加了 40 个科，单子叶植物增加了 9 个科。

Hutchinson 系统和 Melchior 所修订的 Engler 系统的基本观点由于大家熟知这里不

多阐述,在本文第三部分还要重点加以评论,这里只谈其最近版本的变动。

2. 目和科的概念和范围的比较

表 1 列出了这 4 个系统最新版本中所划分的有花植物目和科的数目。Cronquist 将有花植物分为 81 目 380 科, Takhtajan 分为 92 目, 410 科, Hutchinson 分为 111 目 411 科, Melchior 分为 62 目 344 科。这就说明目前对于目和科这些高级分类单元,系统学家们对其概念和范围存在着相当大的分歧。Hutchinson 认为:一个较自然的系统的建立,可以由数个特征组合来建立比较小的类群所获得。因此,对于高级分类单元的范畴和概念的研究,仍然是分类学工作者研究的一个重要课题。

表 1 各个分类系统目和科的数目的比较

数 目 类 群		系统	Cronquist 系统	Takhtajan 系统	Hutchinson 系统	Melchior 系统
目	双子叶植物		63	71	82	48
	单子叶植物		18	21	29	14
	总 数		81	92	111	62
科	双子叶植物		315	333	342	290
	单子叶植物		65	77	69	54
	总 数		380	410	411	344

这些系统由于目的概念不同,因此科的归属差异很大,下面我们以 Cronquist 系统的木兰目为例(表 2)加以说明。从表中可以看出, Cronquist 的木兰目包括了 10 个科,在 Takhtajan 系统中为 2 个目的成员, Melchior 系统中为 2 个目的成员,而在 Hutchinson 系统中为 3 个目的成员。各科的系统位置的排列也极不统一,例如八角科 (Illiciaceae)、Cronquist 排在第 23 科, Takhtajan 放在第 9 科, Melchior 却排在第 49 科, Hutchinson 放在第 2 科。

表 2 Cronquist 系统的木兰目各科在其它系统中归属的比较

Cronquist 系统	Takhtajan 系统	Melchior 系统	Hutchinson 系统
1* Winteraceae	1 Magnoliales	43 Magnoliales	3 Magnoliales
2 Degeneriaceae	2 Magnoliales	41 Magnoliales	在 winteraceae
3 Himantandraceae	4 Magnoliales	42 Magnoliales	6 Magnoliales
4 Magnoliaceae	5 Magnoliales	40 Magnoliales	1 Magnoliales
5 Lactoridaceae	18 Laurales	72 Piperales	7 Magnoliales
6 Austrobaileyaceae	11 Laurales	50 Magnoliales	13 Laurales
7 Eupomatiaceae	3 Magnoliales	45 Magnoliales	11 Annonales
8 Annonaceae	6 Magnoliales	44 Magnoliales	10 Annonales
9 Myristicaceae	8 Magnoliales	46 Magnoliales	18 Laurales
10 Canellaceae	7 Magnoliales	47 Magnoliales	4 Magnoliales

* 表示各个系统中科的排列号

在这 4 个系统中,一致认为属于同一个目的科的数目是很少的。根据作者统计,双子

叶植物仅有 54 个科,占 Gronquist 系统中双子叶植物科数的 17.1%;单子叶植物有 22 个科,占单子叶植物科数的 33.8%。所以,82.9% 的双子叶植物科、66.2% 的单子叶植物科各家系统所隶属的目的放置上存在着分歧。有一些科各个系统所放的系统位置完全不同,例如:芍药科 (Paeoniaceae)、马桑科 (Coriariaceae) 和钩枝藤科 (Ancistrocladaceae),详见表 3。

表 3 芍药科、马桑科、钩枝藤科在各系统中所隶属目的比较

系统 目 科	Cronquist 系统	Takhtajan 系统	Melchior 系统	Hutchinson 系统	Thorne 系统
芍药科 Paeoniaceae	五桠果目 Dilleniales	芍药目 Paeoniales	藤黄目 Guttiferales	毛茛目 Ranunculales	山茶目 Theales
马桑科 Coriariaceae	毛茛目 Ranunculales	芸香目 Rutales	无患子目 Sapindales	马桑目 Coriariales	蔷薇目 Rosales
钩枝藤科 Ancistrocladaceae	堇菜目 Violales	山茶目 Theales	藤黄目 Guttiferales	金莲木目 Ochnales	牻牛儿苗目 Geraniales

因此,对于有花植物各科的系统位置的研究是分类学研究工作的另一个重要课题。

三、对于现代有花植物分类系统的评论

达尔文以后一百多年来,为了探求有花植物的演化关系,分类学家们热衷于以“系统树”的形式表达植物类群的亲缘关系,各种类型的“系统树”相继出现,而且各有不同,共提出分类系统 30 多个。由于化石证据的极端缺乏,特别是对大类群起联结作用的化石证据的缺乏,例如花的化石不可能完整保存。因此,各种假设和推论纷纷出现,并将研究的着重点放在对现存有花植物的研究方面,这无疑引起问题复杂化的重要原因。以前所提出的分类系统不管著者们的声明如何,都还不能说臻于完善,也不能说反映了有花植物的系统发育的真正亲缘关系,而只能说是植物各大类群间的大概亲缘关系。以下对一些原则阐述作者目前的观点。

1. 有花植物是由一个共同祖先群起源的。尽管存在着有花植物多元或 2 元起源的学派 (H. H. Кузнецову 1922, Pulle 1938、1950, 胡先骕 1950, Lam 1948、1955, Meeuse 1961、1970)。但是,许多学科如形态学、解剖学、胚胎学、孢粉学、古植物学、生物化学所累积的证据都支持这样一个结论。有花植物有许多独特的和高度特化的特征,如雄蕊结构上的一致性、花药壁具有药室内层;心皮和柱头的存在;雌蕊和雄蕊相对的固定位置;韧皮部中筛管和伴细胞的存在;特别是胚胎学上的相似性更为人们所注意,那就是有花植物所共有的双受精现象以及随之而引起的三倍体胚乳的形成,以及花粉萌发,花粉管通过脱化的助细胞进入胚囊的微妙的超微过程。这些在整个有花植物中的共同性状,不可能是从不同祖先起源两次或多次。因此,现代的有花植物系统中,除我们第二部分谈到的系统外,苏联的 A. A. Гроссрейм (1966)、匈牙利的 C. R. Soó (1975)、奥地利的 F. Ehrendorfer (1971) 都共同接受了这个观点来建立有花植物的分类系统。作者认为这个学派的观点是有道理的。

2. 有花植物的“花”是同源的,雄蕊和心皮是叶性的孢囊柄;因此,整个被子植物的花是可以比较的。在植物学文献中,对于有花植物所特有的器官——花的研究,占据了許多植物学家毕生的精力,在现代的植物学文献中,不时有新的理论产生,除了假花(*pseudanthium*)学说、真花(*Euanthium*)学说以及由它派生的真花孢子叶球(*Euanthostrobilus*)学说之外,德国植物学家 W. Zimmermann 1930 年提出顶枝学说(*telome theory*)、英国 R. Melville (1962) 提出生殖叶学说(*Gonophyll theory*)、荷兰 A. D. J. Meeuse (1965、1972) 提出生殖茎节学说(*Anthocorm theory*)。在这些学说中,以 Meeuse 的观点更为独特,他认为由“生殖茎节”到“花”有三种孤立的平行演化的趋向,有花植物的花并非同源的。我们认为他的学说只不过是対 Lam 的轴生孢子类和叶生孢子类二元论假说的继承,也是对假花学派和真花学派的一种折衷观点,根据在第一部分所阐述的理由,这是不能接受的。

我们回过来分析经典的两派,这里不多谈这两个学派所遵循的学说,因为这是大家熟悉的。对于“假花派”的观点 Arber 和 Parkin (1970) 给予了强烈的批评。这一学派的系统大纲中,将单子叶植物放在双子叶植物之前,将“柔荑花序类”作为原始的有花植物,将“合瓣花”植物归入一类,认为是进化的一群被子植物。根据越来越多的资料,这些观点都是不能接受的。像我们在下一节将要谈到的,单子叶植物作为一个独立演化支起源于原始的双子叶植物,这已为绝大多数植物学家所接受,在这一个学派的后来的版本中(Melchior 1964) 实际上已经接受了这个观点;而“柔荑花序类”作为原始的类群已经被木材解剖学和孢粉学的研究所否定,而认为是次生的类群,花的形态简化是适应风媒传粉的结果;后来还证明“合瓣花类”也是一个人为的复合群,所谓“合瓣花类”是由于在被子植物演化中趋同演化的结果。因此,“风媒派”的分类系统只能说是一个对于花的形态结构复杂性的递增的安排。到目前为止,虽然这一学派的系统还在广泛应用,但对它的观点表示赞成的人却寥寥无几。

3. 单子叶植物起源于原始的双子叶植物,它是单元起源的一个自然分枝。单子叶植物和双子叶植物区分在 17 世纪被 J. Ray 发现后,两百多年来一直为许多系统学家所采纳,现代的绝大多数分类系统仍然沿用将被子植物分成这两个纲。虽然这两个纲之间存在许多难以分割的链环(这正是它们有共祖起源的证明),但是它们各自所具有的一大串独特特征足以证明它们是单元起源的独立演化支。然而,有的学者认为将有花植物分为双子叶植物与单子叶植物应该放弃(Гроссгейм、Huber 1975、Meeuse), Гроссгейм 认为单子叶植物的一个枝干——百合植物(*Krinophyta*) 具有与毛茛目共同的起源;而佛焰花植物(*Spathophyta*) 则具有与番荔枝目共同的起源,这两个枝干具有不同的来源,是不能统一在一纲中的,因此分为单子叶植物与双子叶植物是人为的。Huber 认为单子叶植物与毛茛类双子叶植物表现出有密切的亲缘关系,它们之间的间隙不允许分成不同的纲。认为单子叶植物和双子叶植物是一个自然单元两端的翼,以番荔枝科、马兜铃科、睡莲科和胡椒科为联系的环节。Meeuse 却走到另一个极端,他始终坚持被子植物是多元发生的,他用植物化学的资料阐述他的解说,他认为单子叶植物是独立的一个亚纲,但和双子叶其它两个类群都是不同起源,它缺少鞣酸和苯甲基异喹啉,具有单独的百合花类-肉穗花类-露兜树类的进化线。这就从另一个侧面告诉我们,单子叶植物不论是从形态学、解剖学以

及生物化学,都可以说明它是单元起源的一个演化支。

对于单子叶植物纲,目前所存在的不同的分类纲要。按照作者的观点, Hutchinson 按照花被类型的分类,有一定的人为性。由于单子叶植物究竟起源于那一类原始的双子叶植物,目前大量的形态学、解剖学、孢粉学的证据和植物化学的资料所提供的证据 (C. R. Soó 1975) 还存在极大的矛盾,因此,关于类群的划分如何更能反映其演化谱系还需要深入的研究。

4. 将双子叶植物分为木本支和草本支的观点应当抛弃。这里我们着重谈一下 Hutchinson 的系统,他对于双子叶植物分类有着时代性的错误,就是几乎像亚里斯多德式的第一级区分,将双子叶植物分为木本进化线和草本进化线。虽然他在木本进化线中认识到许多草本的衍生群,而许多木本成员在他的草本线中(常常在同一个科内)同样存在,但他仍然抱定这样一个分类观点。从他的系统在 1926 年提出直到 1973 年的第三版出版,他一直坚持将木本和草本作为第一级的系统发育的区别。因此导致了许多亲缘科的远远分开,占据很远的系统位置,例如草本的伞形科同木本的山茱萸科和五加科分开,草本的唇形科同木本的马鞭草科分开等等。因此,他的观点是站不住脚的。

尽管如此, Hutchinson 的书仍然是一部很有用的书,例如科的描述水平很高,绘图精细、准确,检索表可以使读者鉴定出几乎任何一个植物所属的科,这是由于他对植物、特别是对热带非洲的植物异常熟悉,因此他的书有极高的实用价值。又由于他对大陆漂移学说的赞成,各科的分布图也同样是很有用的。可惜他的这部作品,作为一个进化系统来说,却不能被人接受。

5. 金缕梅亚纲的系统位置仍然是一个重要研究课题。现代“毛茛派”的观点似乎满足了我们上面所分析的几项原则。这个学派自 Bessey 和 Hallier 奠基以来,发展到现在,它的理论大厦已经初步成型,这一学派当代的代表 Takhtajan 和 Cronquist 的分类系统已经羽毛丰满。其它一些系统 Soó、Thorne、Ehrendorfer (1971)、田村道夫(1974)系统大纲已经建立。但是,我们在本文第二部分所分析的那些分歧是难以弥合的。还是以 Takhtajan 和 Cronquist 的金缕梅亚纲为例,像在上面分析的,现在一般认为是次生减化的一类植物,花的结构是适应风媒传粉的结果;然而近来对这一群植物的研究,几乎使该群植物分崩离析了, Thorne (1974) 将胡桃目和杨梅目放在芸香亚纲 (Rutanae), 双颊果目 (Didymelaes) 和钩毛树目 (Barbeyales) 放在卫矛亚纲 (Celastranae) 中; 杜仲目 (Eucommiales) 放在山茱萸亚纲 (Cornanae); 荨麻目放在五桠果亚纲,这种处理的根据是,认为金缕梅亚纲是一个多元发生的集合群,本亚纲各目是由蔷薇亚纲—五桠果亚纲中几个动物媒传粉的类群分别衍生出的风媒传粉类,因此应该把它们看作是进化的“终端”(dead ends)。但是这个解释却掩盖了许多重要问题: 为什么金缕梅亚纲各目能用孢粉学、解剖学(木材、脉序等)、生物化学以及其它性状的相似性统一起来? 而这种相似性不可能解释为是偶然的,也不可能解释为是对次生风媒传粉平行适应的结果。为什么金缕梅亚纲与蔷薇亚纲—五桠果亚纲和木兰亚纲似乎都有直接亲缘? 如它和木兰亚纲都普遍存在三数花、染色体分化式样以及孢粉(3 拟沟和 3 沟花粉的超微结构)、化学(都不存在卟基异噻唑生物碱)十分相近。为什么金缕梅亚纲植物的孢粉化石及大化石出现的时间显然比动物传粉的蔷薇亚纲—五桠果亚纲的祖先要早? 这些问题对金缕梅亚纲采取退化解释,以

及直接起源于裸子植物的解释都不能解答这些问题。最近 F. Ehrendorfer (1977) 提出一个新设想, 认为现存的金缕梅亚纲植物也是一个古老的(下白垩世—上白垩世出现的)从木兰亚纲向蔷薇亚纲—五桠果亚纲之间转化群里的幸存者和后裔。Walker (1976) 从孢粉学的证据也证明了这一点。所以认为金缕梅亚纲并非是演化的“终端”, 而是在被子植物进化和分化过程中, 花部减化和适应风媒传粉的早期阶段的一种指标。究竟何种解释正确, 还需深入的研究。另外, 像五桠果亚纲的系统位置也还未得到解决。总之, “毛茛派”从纲—亚纲—目—科这些高级分类单元的概念、范畴、界限、位置等还十分混乱, 还有很多的争论。

6. 特征分析中注意性状的演化趋势和性状相关性的结合。一百多年来, 分类学家们在确定其系统排列时, 重要的依据是对被子植物类群的性状提出一个演化趋势的方案, 像 Hutchinson 提出 3 条原则和 21 条性状演化趋势; Bessey 1915 年提出 7 条原则和 21 条性状演化趋势; Thorne 1958 年提出 15 条原则; Smith 1967 年根据被子植物 40 对性状的分析, 提出 40 条由原始向进化性状的演化趋势。在这些方案中, 只有少数性状有化石纪录的证明, 如木材性状、叶性状、孢粉性状, 而大部分是根据所假设的学说推导出来的, 很多不能说是可靠的, 因为在植物演化的过程中, 植物器官的发展中也存在着趋同发展、趋异发展、平行发展的情况, 同时在演化过程中存在不同的演化速率, 存在器官复杂化和简化的情况。这些复杂情况只用演化趋势来安排分类系统显然不可能达到满意的结果。

K. R. Sporne (1975) 总结了自 Sinnott 和 Bailey (1914) 60 多年来所有提出的关于性状相关性的资料, 推算出 24 个双子叶植物性状之间的相关性¹⁾, 由于这些性状在木兰科中占很大的比例, 所以简称为“木兰型”性状。用这些性状(除单性花这一性状外), 用来对 Engler 系统中的每一个科的进化地位作出估计, 依照每一个科所得分数, 来算出一个“前进指标”(advancement index), 从原始的 (21%) 到最进化的科 (100%), 同时也排列了 Cronquist 提出的各个双子叶植物目, 不仅反映出他对各个目亲缘关系远近的看法, 而且也反映出每个目中各科的“前进指标”的范围, 如木兰目所有 19 个科的“前进指标”的范围是 20 (Austrobaileyaceae) 到 56 (莲叶桐科 Hernandiaceae), 低于整个双子叶植物前进指标的平均值 (56.6); 还可以看出木兰亚纲、五桠果亚纲、蔷薇亚纲全都有原始的成员, 占据了从原始到相当进化的很宽的范围, 而菊亚纲中的各目的前进指标都高于整个双子叶植物的平均值。另外 Lowe 用同样的方法选择了单子叶植物的 12 个性状²⁾, 这 12 个性状在石蒜科 (Amaryllidaceae) 中占很大的比例, 因此称作“石蒜型”性状。Sporne 根据这 12 个性状的相关性推算出单子叶植物各目的前进指标, 确定单子叶植物的进化关系。

在被子植物化石证据缺乏的情况下, 如果将上述两者结合起来, 可能对反映被子植物的进化关系有一定的益处。

学科的发展, 有花植物分类系统的建造, 要求植物学家们的合作。在国外已经开展了

1) 双子叶植物的 24 个性状是: 1. 木本习性, 2. 梯形端壁板, 3. 梯形侧壁, 4. 离管薄壁组织, 5. 非叠生材, 6. 叶互生, 7. 具托叶, 8. 分泌细胞, 9. 无色花色素, 10. 花单性, 11. 花辐射对称, 12. 花瓣分离, 13. 雄蕊多数, 14. 心皮多数, 15. 心皮分离, 16. 中轴胎座, 17. 花粉具双核, 18. 种子具假种皮, 19. 两层珠被, 20. 珠被具维管束, 21. 厚珠心胚珠, 22. 核型胚乳, 23. 少孔花粉, 24. 腺质绒氈层。

2) 单子叶植物的 12 个性状是: 1. 具有花被, 2. 花被多于 5 数, 3. 花被同型, 4. 花被辐射对称, 5. 花被分离, 6. 花两性, 7. 雄蕊 6 或更多, 8. 心皮 3 或更多, 9. 子房下位, 10. 胚珠多数, 11. 胚乳沼生目型或细胞型, 12. 花粉具双核。

这种合作。1973年6月美国生物科学协会举行的第24届年会上,美国植物分类学家协会以“被子植物系统发育的基础”为总标题,在A. Cronquist主持下进行了讨论,从9个方面(花部解剖学、营养器官形态学、营养器官解剖学、胚胎学、超微结构、孢粉学、细胞学、化学分类学、古植物学)进行报告,每一个报告者回答两个问题:1.在各自研究领域中中对被子植物的高级分类单元有系统发育意义的主要性状是什么?2.根据这些性状对Takhtajan (1969)和Cronquist (1968)的被子植物分类系统作出评价。我们希望我国的植物分类学家以及植物学各分支学科的专家们进行大协作,为创立我国的学派、建立比较符合实际的被子植物进化系统作出贡献。

参 考 文 献

- [1] 路安民,张芝玉,1978: 对于被子植物进化问题的述评,植物分类学报,16(4):1—15。
- [2] 田村道夫,1974: 被子植物系统,三省堂。
- [3] Becker, K. M., 1973: A comparison of angiosperm classification systems. *Taxon* 22(1): 19—50.
- [4] Benson, L., 1957: Plant classification. D. C. Heath et Co., Boston.
- [5] Cronquist, A., 1968 et 1978: The evolution and classification of flowering plants. London: Nelson.
- [6] Dahlgren, R., 1975: A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Notiser* 128: 119—147.
- [7] ———, 1980: A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 80: 91—124.
- [8] Ehrendorfer, F., 1977: New ideas about the early differentiation of angiosperms. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1, Springer-Verlag. 227—234.
- [9] Hutchinson, J., 1973: The families of flowering plants, third edition, Oxford. Clarendon.
- [10] Jones, S. B. et Luchsinger, A. E., 1979: Plant systematics. New York: McGraw Hill.
- [11] Meeuse, A. D. J., 1972: Facts and fiction in floral morphology with special reference to the polycarpicae. 1. A general survey. *Act. Bot. Neerl.*, 21(2): 113—127. 2. Interpretation of the floral morphology of various taxonomic groups. *Act. Bot. Neerl.*, 21(3): 235—252.
- [12] Melchior, H., 1964: A. Engler's Syllabus der pflanzenfamilien. Band II., Gebrüder Borntraeger. Berlin-Nikolassee.
- [13] Melville, R., 1962: A new theory of the angiosperm flower, 1. the Gynoecium. *Kew Bull.* 16: 1—50.
- [14] ———, 1963: A new theory of the angiosperm flower, 2. the Androecium. *Kew Bull.* 17: 1—63.
- [15] Muller, J., 1970: Polynology evidence on early differentiation of angiosperms. *Biol. Rev.* 45: 417—450.
- [16] Soó, C. R., 1975: A review of the new classification systems of flowering plants. *Taxon* 24(5/6): 585—592.
- [17] Sporne, K. R., 1977: Some problem associated with character correlation. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1, Springer-Verlag. 33—51.
- [18] ———, 1976: Character correlations among angiosperms and the importance of fossil evidence in assessing their significance. *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, Beck C. B. ed., New York and London. 312—399.
- [19] Takhtajan, A., 1969: Flowering plants, origin and dispersal. Oliver et Boyd. Edinburgh.
- [20] ———, 1980: Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46(3): 225—359.
- [21] Thorne, R., 1968: Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plant. *Aliso* 6(4): 57—66.
- [22] Walker, J. W., 1976: Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, Beck, C. B., ed., New York and London. 241—299.
- [23] ———, 1976: Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. *Linn. Soc. Symp. Ser. 1*. 251—308.
- [24] Гроссгейм, А. А., 1966: Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси.

A PRELIMINARY REVIEW OF THE MODERN CLASSIFICATION SYSTEMS OF THE FLOWERING PLANTS

LU AN-MING

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The present paper is divided into three parts:

1. The first part is devoted to the review of the historical origin of the modern classification systems of the flowering plants. Early systems of classification since the Aristotelian time provided a basis for the modern schemes of classification. This paper has reviewed briefly the history of plant systematics, which is divided into three periods: the period of mechanical systems of classification, of natural systems of classification, and of phylogenetic systems of classification. The historical development of the plant systems and the basic idea for three periods is discussed respectively. This paper also considers that the studies of the modern classification system have been entering a new period which primarily aims at overall evolutionary respects.

2. Comparison of the modern classification systems of the flowering plants. Four main modern systems (i. e. A. Cronquist 1979, A. Takhtajan 1980, J. Hutchinson 1973 and A. Engler's system as revised by H. Melchior in Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien* 1964) which have greatly influenced the systematics of plants are compared as to their systematical principles, basic concepts and systematic positions of higher taxa (orders and families) of the flowering plants. The paper is of the opinion that there is still much important work to be done in every field.

3. A review for the modern classification systems of the flowering plants. The paper reviews the modern classification of angiosperms from six aspects: a). The flowers plants are originated from a common ancestral stock; b). The flowers of angiosperms are homogeneous, stamen and carpel are phylletic sporangiophores, all flowers of angiosperms are comparable; c). Monocotyledons are originated from primitive dicotyledons, and represent phylogenetically monophyletic branch; d). The idea advocating the subdivision of Dicotyledoneae into Lignosae and Herbaceae should be rejected as pointed out by many authors; e). The systematical position of Hamamelidae is still a crucial subject for further research; f). The evolutionary trends and evaluation of taxonomic characters must be considered in connection with the correlation to other characters in question.